HOHENBUEHELIA S. SCHULZ. : DÉFINITION ET AFFINITÉS TAXINOMIQUES

par Juan DONOSO*

RESUMEN. — Se presenta una definicion de *Hohenbuehelia*, de acuerdo al estudio de diversas especies, entre ellas la especie tipo, mediante el uso de tecnicas de microscopia optica y electronica.

La espora se señala como lisa u ornamentada y se discuten indices taxonomicos anteriormente empleados. El genero mantiene su nombre, conforme las reglas de nomenclatura, y se propone su individualidad, incluyendo dentro de la familia *Tricholomataceae* Roze.

RÉSUMÉ. — L'étude de diverses espèces du genre *Hohenbuehelia* (y compris l'espèce-type) est effectuée à l'aide des microscopes optique et électronique. Les spores peuvent être lisses ou ornementées. Après discussion des caractères taxinomiques, le genre est maintenu et inclus dans la famille des *Tricholomataceae* Roze.

Genre *Hohenbuehelia* S. Schulzer von Müggenburg apud S. Schulz., Kanitz et Knapp, in *Verh. Zool-bot. Ges. Wien* 16 : 45. 1866.

Synonymes :

Pleurotus sect. *Acanthocystis* Fayod, *Ann. Sc. Nat. Bot.* VII, 9: 338. 1889.
Sarcomyxa Karst., *Soc. Flor. faun. Fenn.* 18: 62. 1891.
Phyllotremella Lloyd, *Myc. Writ.* 6 : 1007. 1920.
Acanthocystis (Fayod) Kühner, *Le Botaniste*, p. III. 1926.
Pleurotus sect. *Acanthocystis* (Fayod) Pilat, in *Atl. Champ. Eur.* 2: 18, 87. 1935.
Geopetalum subgen. *Acanthocystis* (Fayod) Kühner et Romagn., *Fl. Anal. Champ. Sup.* pp. 67-68. 1953.

Espèce-type : ***Agaricus petaloides*** Fr., *Syst. Myc.* 1: 183. 1821.

---

* Fac. de Ciencias Forestales. U. de Chile, Casilla N° 9206, Santiago, Chile.

CRYPTOGAMIE, MYCOLOGIE *(Cryptog., Mycol.)* TOME 2 (1981).

Caractères du genre : Champignons à hyménophore lamellé, pied généralement latéral, parfois excentrique mais souvent peu développé ou inexistant. Lames bien différenciées à trame régulière. Sporée blanche ou blanchâtre. Spore lisse ou ornée, guttulée, hyaline, non amyloïde, elliptique, ovoïde à subcylindrique, montrant une dépression supra-apiculaire. Cystides faciales et marginales. Revêtement du chapeau à couche gélatineuse formée d'hyphes écartées, ondulées, grêles ou emmêlées. Spores, hyphes de la cuticule piléique et éléments hyméniaux métachromatiques, de préférence en milieu subalcalin. Hyphes bouclées.

Observations : L'intérêt que nous portons à ce genre - dont nous donnons ici un premier aperçu - réside, d'une part, dans le fait qu'il s'agit d'un genre très répandu, d'autre part, dans les controverses que sa définition, sa position et son existence suscitent parmi de nombreux mycologues.

Nous maintenons le nom de *Hohenbuehelia*, et rejetons celui de *Acanthocystis*, principalement pour deux raisons: a) la priorité dans la date de publication; b) la présentation, par FAYOD, de *Acanthocystis* comme section de *Pleurotus*. A ce sujet, *Hohenbuehelia* tel que nous l'avons caractérisé ci-dessus, nous semble parfaitement séparable de *Pleurotus*, pour des raisons sur les quelles nous reviendrons plus tard.

KUHNER (1926), signale pour *Acanthocystis* deux espèces types: *A. petaloides*, *A. geogenius*. Après avoir étudié les différents exsiccata de *A. petaloides* Fr. et de *A. (Pleurotus) geogenius* DC. ex Fr., conservés dans l'herbier du Muséum National d'Histoire Naturelle (PC), nous inclinons à considérer *A. geogenius* comme une variété de *A. petaloides*. Cette constatation a d'ailleurs été déjà faite par divers auteurs (HEIM, 1934; PILAT, 1935; KONRAD et MAUBLANC, 1937; HUIJSMAN, 1961; HORAK, 1968;...). En effet, bien que ces deux champignons présentent parfois des différences dans leur aspect et leurs caractères macroscopiques, l'examen microscopique ne révèle aucune divergence qui puisse être prise valablement comme indice taxinomique d'importance, pour séparer ces champignons au niveau de l'espèce.

Les caractères microscopiques que KUHNER et ROMAGNESI (1953) ont considérés pour établir l'individualité de *A. petaloides* et de *A. geogenius* sont relatifs aux spores, aux dispositions des hyphes de la couche gélatineuse, et à la présence au-dessus de celle-ci «d'une couche feutrée-spongieuse assez épaisse» pour *A. geogenius*. A cet égard nous avons observé que les dimensions et la forme des spores peuvent varier dans des limites plus ou moins larges, mais que cette variation est indépendante de l'espèce en question (*petaloides* ou *geogenius*). Pour le genre nous avons décrit la spore comme étant lisse ou ornée. REID (1963) avait signalé parmi les *Hohenbuehelia* l'existence d'une espèce à spore typiquement ornée: *H. bursaeformis* (Berk.) Reid.; SINGER (1969) propose de l'inclure avec *H. dimorphocystis* Sing. (également à spore ornée), dans le sous-genre *Reidia* Sing. (op. cit.) car «We do not consider this character alone as important to separate these species from *Hohenbuehelia*, but propose for them a new subgenus of *Hohenbuehelia*».

En effet, le genre avait été défini jusqu'à présent comme ayant des spores lisses même si, il faut le souligner, LANGE (1935) et PEGLER et YOUNG (1971) avaient décrit *A. petaloides* à spores non lisses. Parmi le matériel récolté au Chili, nous avons déterminé *H. heterosporica* Donoso, champignon qui présente, sur la même baside, soit des spores lisses soit des spores subtilement ornées. Ces indices nous ont conduit à étudier plus en détail les spores des diverses espèces de ce genre, dont les spores sont décrites comme lisses. Grâce à l'utilisation de différentes techniques et colorants en microscopie photonique, et grâce aussi à des observations au SEM-STEREOSCAN (microscope électronique à balayage), nous pouvons maintenant apporter quelques précisions au sujet de la spore et d'autres caractères que nous jugeons importants pour le genre.

La paroi de la spore est constituée par une coque, entourée par une couche externe, épaisse et à consistance mucilagineuse (nous ne discuterons pas de la nomenclature des parois, sujet en dehors de notre travail). Le cytoplasme a une apparence très granuleuse, ce qui rend difficile l'étude de l'ornementation.

Chez les spores mûres soumises à une forte réaction métachromatique, il est possible de remarquer une ornementation subtilement verruqueuse, caractérisée par la discontinuité de la coque. Celle-ci, en effet, semble présenter un relief plus ou moins bosselé. Ces bosses, assez espacées, arrivent difficilement à dépasser la limite externe de la couche mucilagineuse (*H. petaloides, H. petaloides* v. *geogenius*, *H. Rickenii*, *H. heterosporica*); chez *H. bursaeformis*, par contre, l'ornementation est très nette (Planches 1 et 2).

Outre le bleu de Crésyl (réaction métachromatique), l'emploi de divers colorants s'avère très utile. Parmi eux, nous voudrions signaler la combinaison de rouge Congo ammoniacal et du vert Janus (très dilué). On enlève l'excès de rouge Congo avec KOH à 5%, avant l'application du vert Janus. Le réactif de Melzer, usuellement employé pour mettre en évidence les détails des parois chez certains Leucosporés, semble abîmer considérablement la spore de *Hohenbuehelia*. Or, l'ornementation que nous venons de décrire est visible surtout dans les spores parvenues à maturité, exception faite pour certaines spores de *H. heterosporica* (espèce portant à la fois des spores lisses et des spores ornées) où elle s'observe déjà aux premiers stades de la formation de la spore.

La membrane mucilagineuse externe reste apparente si l'on observe les spores au SEM. Elle forme des plis qui semblent suivre le relief discontinu propre à la coque sporale (Planches 1 et 2). Sur ces photos, on peut également constater - outre l'aspect verruqueux de la coque sporale - une ornementation assez curieuse en plis. Ces derniers montrent des bords relevés, et se placent dans un plan équatorial sur la spore. Ces sillons semblent avoir pour origine le plissement de la couche mucilagineuse par suite d'effets chimiques ou mécaniques, dont nous ne connaissons pas encore la nature. Les spores de *H. Rickenii* (Planche 2) semblent bien démontrer le dimorphisme ornemental existant entre spores de différents âges (même si la spore mûre apparaît sur la photographie un peu abîmée).

Les cystides de ce genre sont très remarquables. Les cystides faciales volumineuses (métuloïdes ou lamprocystides), à paroi épaisse, cuspidées et souvent encapuchonnées au sommet ou muriquées, sont fortement métachromatiques (Planche 3).

Elles prennent naissance au niveau de la trame, ce qui provoque un dérangement (ondulation) dans les hyphes qui composent cette strate. On constate aussi (bien que rarement) la présence de ces cystides sur l'arête des lames. Les cystides marginales proprement dites, sont généralement de deux types: **leptocystides**, hyalines à paroi mince et sommet arrondi (*H. bursaeformis*) et **cheilocystides** soit piliformes, soit lécythiformes, à paroi mince, ventrues, à col assez long parfois moniliforme et à terminaison fortement capitée (Planche 4).

La tête de ces dernières cystides présente une forme ovoïde-elliptique due à l'existence d'une couche gélatineuse qui l'entoure. A l'intérieur de cette tête, on peut remarquer la portion proprement cystidiale, gonflée et séparée du col par une cloison, présentant un étranglement à mi-hauteur (structure observable grâce à des réactions métachromatiques). Souvent deux ou plusieurs cystides sont liées au niveau de leur tête, mais sans perdre leur individualité, par une enveloppe mucilagineuse (Planche 4). Quelques espèces de ce genre ont aussi des pilo-cystides sur le revêtement du chapeau, similaires aux custides faciales (ou pleurocystides), mais à contenu plus ou moins opaque.

La cuticule piléique, gélifiée, dont les hyphes se disposent de diverses façons mais forment toujours un réseau lâche, constitue un indice taxinomique d'importance pour le genre. Néanmoins, à notre avis, de nombreux auteurs y attachent une valeur excessive. C'est ainsi que HUIJSMAN (op. cit.) établit des sous-genres et des sections pour *Hohenbuehelia* à partir soit de l'épaisseur de cette couche, soit de la disposition des hyphes dans le réseau. SINGER (1969) fait mention des valeurs angulaires de la tangente ascensionnelle des hyphes qui remontent dans cette cuticule, et KUHNER et ROMAGNESI (op. cit.) signalent, comme nous l'avons vu ci-dessus, l'existence, au-dessus de la cuticule, «d'une couche feutrée-spongieuse assez épaisse», couche que, pour la distinguer, nous appelerons «épicutis».

D'après nos observations il nous semble que cette cuticule a plus de valeur comme indice taxinomique intergénérique que comme intragénérique, ou interspécifique. Sa présence est constante dans le genre, mais ses caractéristiques sont, en général, variables dans une même espèce (Planche 4). On peut observer dans ces photographies, le changement dans la disposition des hyphes du réseau cuticulaire et aussi, la disparition de l'épicutis, selon que la section du chapeau étudiée s'approche plus de la marge. En effet, près de la marge, les hyphes de la cuticule gélifiée, entrelacées et qui avaient à l'origine une disposition plus ou moins ascendante acquièrent, à la limite marginale du chapeau, une disposition remarquablement horizontale et deviennent presque parallèles. En ce qui concerne l'épicutis, que présentent certaines espèces du genre, on peut dire qu'en règle générale il disparaît dans le tiers marginal du chapeau et, dans la mesure où le carpophore est plus jeune, il arrive à disparaître complètement. Ces constatations nous portent à hésiter sur la valeur taxinomique qui peut

se dégager (en tant qu'indice interspécifique) des caractéristiques propres à la cuticule gélifiée ou au revêtement piléique en général, pour ce genre. Les divers habitats écologiques où l'espèce peut se développer, l'âge relatif du carpophore et aussi la portion piléique où l'on prélève les sections à étudier, nous semblent des points importants, dans la configuration de la cuticule piléique, mais trop variables pour permettre de baser sur ceux-ci des diagnoses spécifiques rigoureuses.

Nous avons signalé parmi les espèces étudiées, *H. rickenii*. Nous proposons de nommer le *Geopetalum Rickenii* Kühner (Compléments à la Flore Analytique, *Bull. Soc. Nat.* Oyonnax, pp. 74-75, Janvier, 1954). *Hohenbuehelia Rickenii* (Kühn.) Donoso, comb. nov., et non *Hohenbuehelia Rickenii* (Kühn.) Kühner, (nomen alternativum), en accord avec l'article N° 34 (Code Int. Nom. Bot., 1966). Ce changement de combinaison que nous proposons pour cette espèce ayant des spores subtilement ornées à maturité (aspect non considéré dans la diagnose originale), nous est imposé par la conception que nous avons de *Hohenbuehelia* et de *Geopetalum* Pat. Il est difficile d'accepter des noms alternatifs en systématique, en raison des confusions que cela entraîne, surtout lorsqu'il s'agit de genres aussi distincts.

Position systématique et affinités: Nous plaçons ce genre dans la famille des Tricholomataceae Roze (*Bull. Soc. Bot. Fr.* 23: 51. 1876, nom. nud.; ibid. p. 112. 1876; VAN OVEREEM, *Bull. Jard. Bot. Buitenzorg* 9: 19. 1927; R. HEIM, *Treb. Mus. Ciènc. Nat. Barcelona* 15: 86. 1934; R. SINGER, *Ann. Mycol.* 34: 328. 1936; R. SINGER, The Agaricales in Modern Taxonomy, pp. 200-205. 1962). En faisant une petite révision historique sur la position de *Hohenbuehelia* (ou de ses synonymes), d'après les critères des divers auteurs, on peut constater ceci: PATOUILLARD (1887) place *Geopetalum* dans la tribu des Cantharellés, famille 1, Agaricinés; pour FAYOD (1889), c'est le sous-genre *Acanthocystis*, genre *Pleurotus* nob., tribu IX. Pleurotés, Agaricinés; KUHNER (1926), propose le genre *Acanthocystis* emend., tribu A. Pleurotés, série des *Lentinus*, Agaricés; HEIM (1934), adopte le genre *Acanthocystis*, Pleurotae, famille Tricholomataceae; KUHNER et ROMAGNESI (1953) reprennent *Acanthocystis*, (apparemment comme sous-genre), genre *Geopetalum*, famille Pleurotacées; R. SINGER (1962), revient au genre *Hohenbuehelia* (car en 1936, il emploie *Acanthocystis* et *Scytinotopsis* pour ce genre), tribu Resupinateae, famille Tricholomataceae; Kühner (1980) propose enfin de placer ce genre dans la famille Pleurotaceae Kühn.-Romagn., 1953, ut Pleurotacées, nom. pseudo-nud., emend., tribu Resupinateae Singer 1948, genre *Resupinatus* Nees ex Gray, 1821 non Gray, subgen., *Hohenbuehelia* Schulz., 1866, ut gen., sensu Singer 1951, non Schulz.

Nous partageons donc l'opinion de HEIM et de SINGER, en ce qui concerne l'attribution du genre à la famille des Tricholomataceae. Nous considérons que cette famille, bien que ses limites soient assez vagues, ne présente pas comme celle des Pleurotacées, le grave inconvénient d'être définie par des caractères artificiels. Les Pleurotacées, en effet, comprennent un ensemble de genres dont le seul point de rapprochement paraît être l'habitus parfois plus ou moins

semblable que peuvent présenter diverses espèces d'origines phylétiques probablement différentes.

SINGER (1962) a déjà bien ébauché les indices taxinomiques les plus remarquables qui distinguent les *Hohenbuehelia* des autres genres tels que *Campanella* Henn. (*Engl. Bot. Jahrb.* 22: 186. 1900), *Panus* Fr. (*Epicrisis*, p. 396. 1838), et *Pleurotus* (Fr.) Quél. (Champ. Jura Vosg., p. 62. 1872-1873). Néanmoins nous croyons nécessaire d'insister sur quelques aspects, étant donnée la définition particulière que nous proposons pour ce genre.

La présence d'une cuticule gélatineuse est un caractère d'importance capitale pour distinguer *Hohenbuehelia* de *Pleurotus* et de *Geopetalum* Pat. (espèce type: *G. carbonarium* (A.-S. ex Fr.) Pat.). Ces derniers genres ont aussi des spores lisses, allantoïdes, cylindriques, et une trame irrégulière, ce qui les sépare de *Hohenbuehelia*, qui, en outre, ont un chapeau à consistance plutôt charnue et tendre. L'existence d'un hyménophore à lames pliciformes et fourchues chez *Geopetalum* est une raison supplémentaire pour séparer ce genre de *Hohenbuehelia*. De *Pleurotellus* Fayod (*Prodrome*, *Ann. Sc. Nat.*, Bot. VII. 9: 339. 1889), et de *Calathinus* Quél., *Enchiridion*, p. 46. 1886 (non Rafin. 1938) - considéré comme synonyme de *Pleurotellus* - on peut séparer *Hohenbuehelia* par l'absence, dans les deux premiers genres, de cystides faciales et la présence chez eux de spores lisses, sub-hyalines sous le microscope, et à formes différentes.

Enfin on distinguera de *Hohenbuehelia* le genre *Panus* Fr. par les caractères suivants: spores lisses et cylindriques, trame irrégulière, cystides faciales à sommet obtus et plus court que chez *Hohenbuehelia*, cuticule non gélifiée.

BIBLIOGRAPHIE

HEIM R., 1934 – Fungi Iberici. *Treb. Mus. Cienc. Nat.* Barcelona 15: 1-146.

HORAK E., 1968 – Synopsis generum Agaricalium. *Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz.* 13: 741 p.

HUIJSMAN H.S.C., 1961 – Observations sur le genre *Hohenbuehelia. Persoonia* Vol. 2, Part 1: 101-107.

KONRAD P., et MAUBLANC A., 1924-1937 – Icones selectae fungorum, 558 p., 500 pl.

KUHNER R., 1926 – Contribution à l'étude des Hyménomycètes et spécialement des Agaricacés. *Le Botaniste* 17: 1-215.

KUHNER R., 1980 – Les grandes lignes de la classification des Agaricales, Plutéales, Tricholomatales (suite). *Bull. Soc. Linn. Lyon* 3: 153-200; 4: 233-272.

KUHNER R. et ROMAGNESI H., 1953 – Flore analytique des champignons supérieurs. Masson, Paris, 557 p.

KUHNER R. et ROMAGNESI H., 1977 – Compléments à la «Flore Analytique». J. Cramer, Band 56, 479 p.

LANGE J.E., 1935 – Flora Agaricina Danica. I-V. Copenhagen.

PEGLER D.N. et YOUNG T.W.K., 1971 – Basidiospore morphology in the Agaricales. *Nova Hedwigia*, Beih. 35: 1-210.

PILAT A., 1935 – *Pleurotus*, in Atlas des champignons d'Europe II. 193 p.

REID D.A., 1963 — New or interesting records of Australian Basidiomycetes, *Kew Bull.* 17: 304.

SINGER R., 1962 — The Agaricales in modern taxonomy. J. Cramer, 915 p., 73 pl.

SINGER R., 1969 — Mycoflora australis. J. Cramer, *Nova Hedwigia* Beih. 29: 1-405.

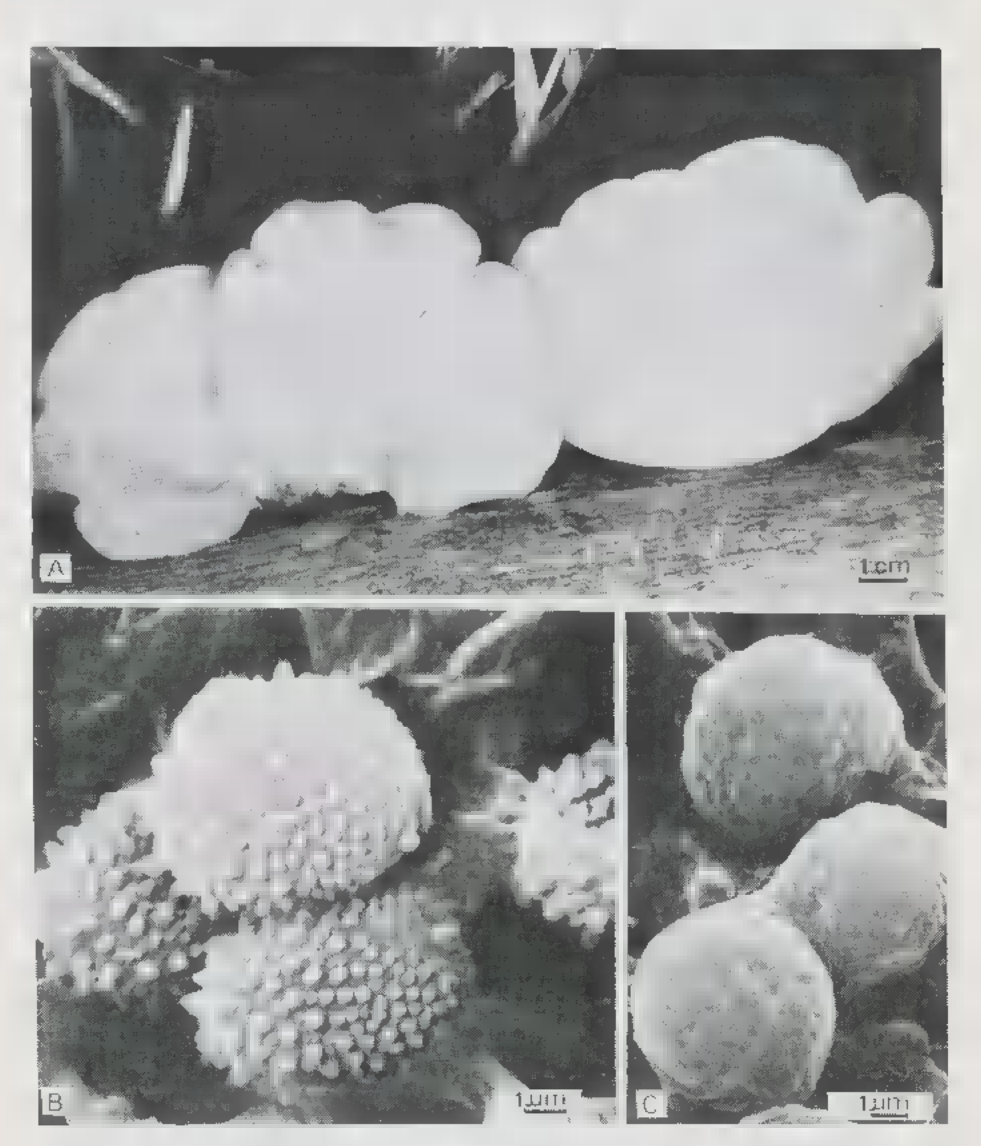


Planche 1. — A: *H. bursaeformis*. B: *H. bursaeformis*, spores SEM (MEB). C: *H. petaloides* v. *geogenius*, spores SEM (MEB).

A

1 µm



Planche 2. – *H. Rickenii*, spores SEM (MEB). A: spores jeunes, lisses. B: spore mûre, subtilement plissée.

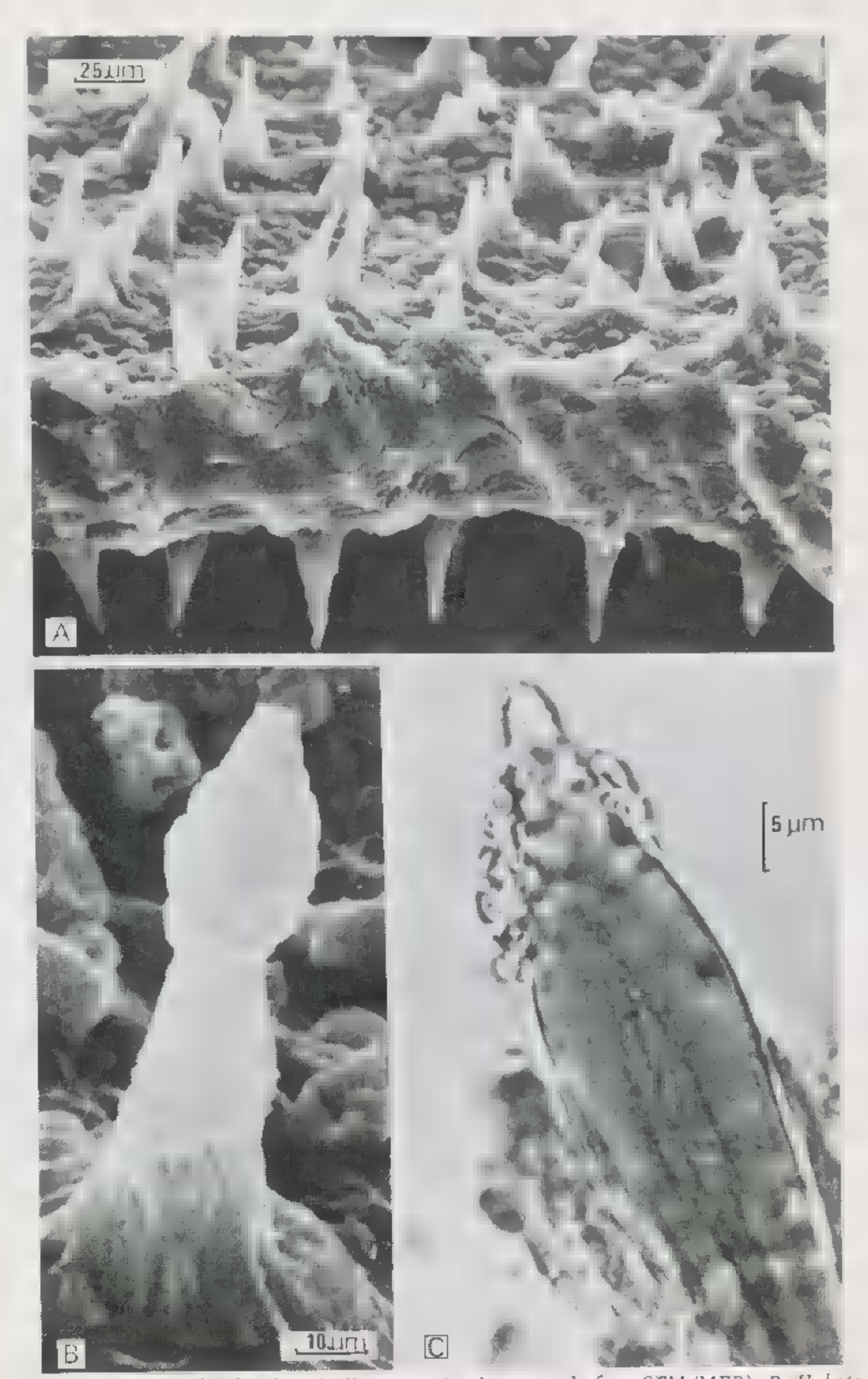


Planche 3. Cystides faciales. A: *H. patagonica*, lame vue de face, SEM (MEB). B: *H. heterosporica*, cystide encapuchonnée, SEM (MEB). C: *H. Rickenii.*

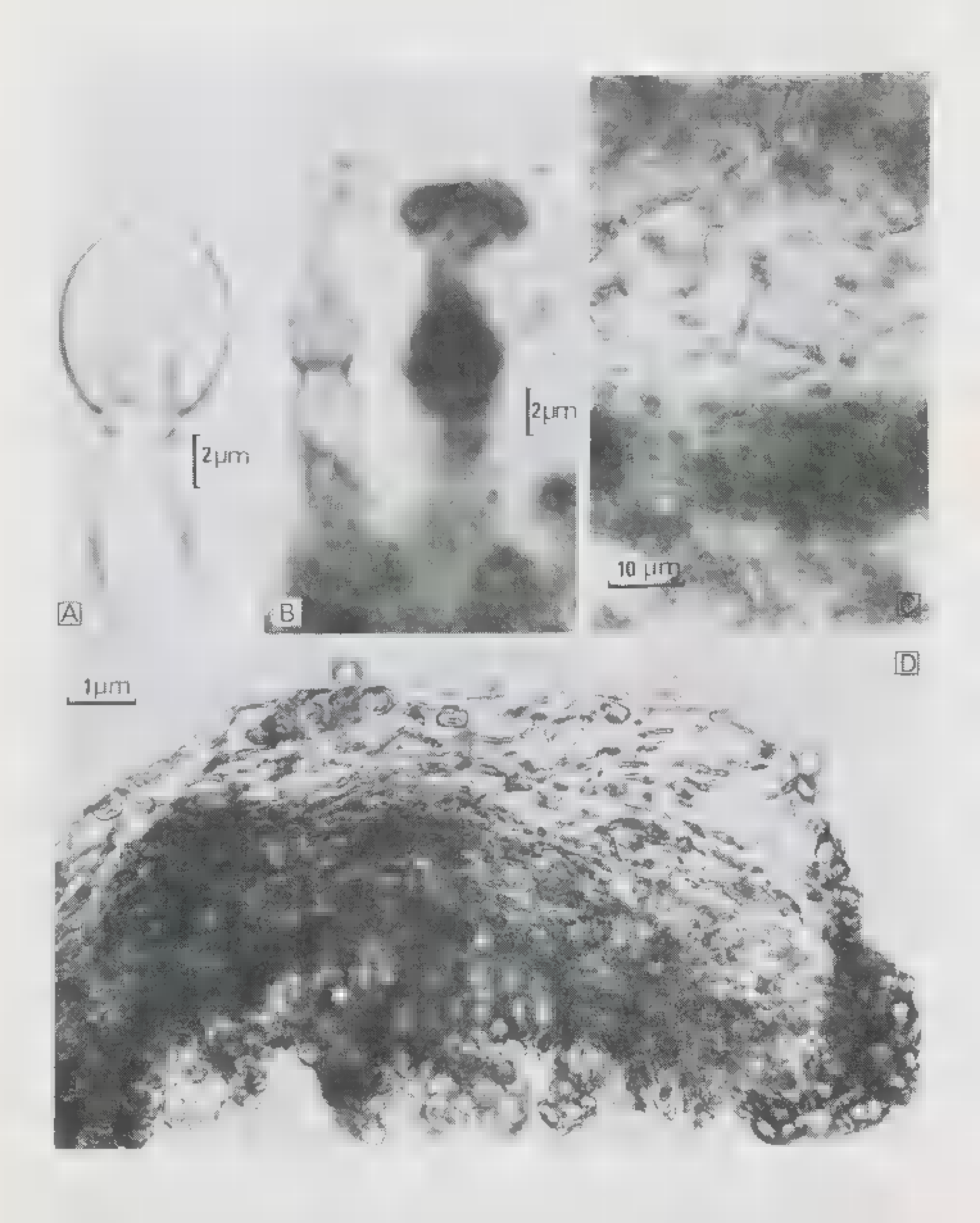


Planche 4. – A: *H. Rickenii*, cystide marginale capitée. B: *H. patagonica*, cystide marginale avec couche gélatineuse qui l'entoure. C: *H. bursaeformis*, section du chapeau présentant une cuticule gélifiée. D: *H. bursaeformis*, région marginale du revêtement piléique.